

UN DEMI-MILLÉNAIRE D'ÉVOLUTION DE LA FAUNE DE VERTÉBRÉS DE L'ÎLE COCOS (COSTA RICA — PATRIMOINE MONDIAL)

Michel MONTOYA¹ & Michel PASCAL²

SUMMARY. — *Half a millennium of vertebrate evolution on Coco Island (Costa Rica, World Heritage).* — History and modalities of alien species introductions are major information sources for scientists and managers that have in charge ecological restoration programmes. The present paper synthesizes the evolution of the Coco Island vertebrate fauna since its discovery by Europeans, between 1531 and 1542. Restricted to species that reproduced there, this synthesis was elaborated with the aim of contributing to a comprehensive, long-term strategy for introduced species management in this island. Presently, among the 26 vertebrate species hosted by the island, 7 are allochthonous (27%). Among the 21 species that were introduced during the last half millennium (11 mammals and 10 birds), 7 (6 mammals and one bird) are always present and reproduce, that is to say 33% of the total. This percentage is more than three times higher than the percentage given by the empirical 10% rule. Among all the allochthonous species, only the two *Rattus* were non-intentionally introduced. The insular autochthonous vertebrate fauna is totally deprived of mammals and encompasses 42% of endemic species. Available data do not allow the conclusion that autochthonous species may have disappeared since the discovery of the island by Europeans. During the last half millennium, man has dramatically and deliberately modified the Coco Island vertebrate fauna in spite of its geographical isolation, far from the main trading routes and without any harbour and perennial human settlements.

RESUMEN. — *Un medio milenio de evolución de la fauna de los vertebrados en la isla del Coco (Costa Rica, patrimonio mundial).* — La historia y las modalidades de las introducciones biológicas constituyen una preciosa fuente de información para los científicos y administradores involucrados en programas de restauración ecológica. Es para orientar la elaboración de una estrategia de gestión para prevenir invasiones biológicas y reducir el impacto de poblaciones alóctonas ya presentes en la Isla del Coco (Costa Rica), que se realiza una síntesis crítica de la evolución de la fauna de los vertebrados que se han reproducido en la isla desde su descubrimiento europeo, entre 1531 y 1542. Los vertebrados están representados actualmente por 26 especies, de las cuales 19 autóctonas y 7 alóctonas. La fracción alóctona constituye el 27 % de la población actual. Entre las 21 especies de vertebrados que han sido introducidas de manera cierta en el transcurso de medio milenio (11 mamíferos y 10 aves), 7 (seis mamíferos y 1 ave), o sea 33 % del total están siempre presentes y se reproducen en la isla. Este porcentaje es casi 3 veces superior al previsible por la regla del 10 %. Entre los taxones alóctonos solamente las dos especies de *Rattus* fueron introducidas no intencionalmente. Por otra parte la población autóctona de la isla se caracteriza por la ausencia de mamíferos, una tasa de endemismo de 42 % y la documentación disponible no permiten concluir de manera fundamentada la desaparición de especies autóctonas entre el descubrimiento de isla y los tiempos presentes. Durante este período, la Isla del Coco, a pesar de su aislamiento geográfico, de su alejamiento de las grandes vías de navegación, de la ausencia de establecimientos humanos permanentes y de instalación portuaria, ha visto a su población de vertebrados terrestres profundamente modificada por la acción del hombre, y esto de manera esencialmente deliberada y por la vía de las introducciones.

¹ Fundación Amigos de la Isla del Coco (FAICO), Apartado postal 6327, 1000 San José, Costa Rica. E-mail : michelmontoya@correo.co.cr

² INRA (Institut National de la Recherche Agronomique), Unité SCRIBE, Équipe Gestion des Populations Invasives, Campus de Beaulieu, F-35042 Rennes Cedex. E-mail : Michel.Pascal@rennes.inra.fr

RÉSUMÉ. — L'histoire et les modalités des introductions biologiques constituent une source d'information précieuse pour les scientifiques et les gestionnaires investis dans des programmes de restauration écologique. C'est pour éclairer l'élaboration d'une stratégie de gestion destinée à prévenir les invasions biologiques et réduire l'impact des populations allochtones déjà présentes sur l'île Cocos (Costa Rica), qu'a été réalisée une synthèse critique de l'évolution de la faune des vertébrés qui se sont reproduits sur l'île depuis sa découverte par les Européens, entre 1531 et 1542. Les vertébrés y sont actuellement représentés par 26 espèces dont 19 autochtones et 7 allochtones. La fraction allochtone constitue donc 27 % de l'actuel peuplement. Parmi les 21 espèces de vertébrés qui ont été introduites de façon certaine au cours du demi-millénaire (11 mammifères et 10 oiseaux), 7 (6 mammifères et un oiseau), soit 33 % du total, sont toujours présentes sur l'île et s'y reproduisent. Ce pourcentage est plus de 3 fois supérieur à celui que laisserait prévoir la règle des 10 %. Parmi les taxons allochtones, seules les deux espèces de *Rattus* ont été introduites non intentionnellement. Par ailleurs, le peuplement autochtone de l'île est caractérisé par l'absence de mammifères, un taux d'endémisme de 42 % et la documentation disponible ne permet pas de conclure de façon fondée à la disparition d'espèces autochtones entre la découverte de l'île et le temps présent. Pendant cette période, l'île Cocos, en dépit de son isolement géographique, de son éloignement des grandes voies de navigation, de l'absence d'établissement humain pérenne et d'installation portuaire, a donc vu son peuplement de vertébrés terrestres profondément modifié par l'action de l'Homme et ceci de façon essentiellement délibérée et par la voie d'introductions.

Depuis que les invasions biologiques sont considérées comme la seconde cause de perte de la biodiversité, juste après la destruction et la fragmentation des habitats (Diamond, 1989 ; Vitousek *et al.*, 1997 ; Alonso *et al.*, 2001), beaucoup d'opérations de gestion ont été entreprises pour réduire l'impact des populations allochtones sur les faunes et les flores autochtones. Parmi ces opérations figurent les tentatives d'éradication dont la majorité (Courchamp *et al.*, 2003), mais pas la totalité (Simberloff, 2002), a pris place en milieu insulaire. Si des considérations d'ordre pratique ont souvent gouverné ce choix, la probabilité de mener avec succès une opération d'éradication sur une île étant plus élevée qu'en milieu continental (Chapuis *et al.*, 1995 ; Pascal & Chapuis, 2000), d'autres motivations ont conduit à privilégier le milieu insulaire. En bonne place figure le fait que les écosystèmes insulaires ont été les plus perturbés par les invasions biologiques d'origine anthropique (Moors & Atkinson, 1984 ; Atkinson, 1985 ; King, 1985 ; Lever, 1994 ; Chapuis *et al.*, 1995). Par ailleurs, les îles constituent les sites les plus pertinents pour apprécier les conséquences de l'éradication de populations allochtones (Simberloff, 1990). Dans le droit fil de cette perception expérimentale, Vitousek *et al.* (1987) font valoir que les introductions d'espèces en milieux insulaires offrent l'opportunité de développer des travaux de recherche dans le domaine de l'écologie et Pascal & Chapuis (2000) proposent que les éradications de populations allochtones menées dans de tels milieux soient systématiquement conçues comme des opérations conjointes de gestion et de recherche.

L'histoire des introductions est une source d'informations précieuses à la fois pour les gestionnaires et les scientifiques (Courchamps *et al.*, 2003 ; Pascal *et al.*, 2003). À titre d'exemple, la connaissance des dates d'introduction, de l'origine et de la composition des groupes fondateurs sont autant d'informations qui permettent aux généticiens des populations de développer et de valider ou d'invalider des hypothèses qui, en retour, alimentent des modèles dont les projections peuvent se révéler précieuses pour les gestionnaires (Calmet, 2001 ; Abdelkrim *et al.*, sous presse). Dans le domaine de l'écologie, la comparaison des traits d'histoire de vie d'une espèce dans son aire de répartition initiale avec ceux développés dans les îles où elle a été introduite permet d'apprécier sa plasticité, d'en inférer les risques que l'espèce représente pour les écosystèmes d'accueil et d'élaborer des modalités de gestion des populations allochtones insulaires. Par ailleurs, la connaissance des mobiles à l'origine des introductions, leur persistance ou non, constituent autant d'informations cruciales nécessaires à l'élaboration de plans de gestion cohérents à l'égard des espèces allochtones (Courchamps *et al.*, 2003).

L'île Cocos, ses îlots périphériques et le domaine maritime qui l'environne dans un rayon de 20 km (1 997 km²) constituent le *Parque Marino Isla del Coco*, créé en 1978 par le gouvernement du Costa Rica. Cet ensemble a été inscrit au nombre des Sites du Patrimoine Mondial Naturel par l'UNESCO en 1997 et au nombre des Zones Humides d'Importance Internationale soumises à la convention de Ramsar en 1998 en raison de l'intérêt de ses habitats pour les oiseaux d'eau. Un projet conjugué du Programme des Nations Unies

pour le Développement/Fonds pour l'Environnement Mondial (UNDP/FEM) et du Fonds Français pour l'Environnement Mondial (FFEM) destiné à soutenir la conservation de la biodiversité de ce site exceptionnel a été adopté en 2003 (FFEM, 2002 ; UNDP/GEF, 2003). Parmi ses objectifs, figure le développement d'une stratégie de gestion destinée à prévenir les invasions biologiques et à réduire l'impact des populations allochtones déjà présentes sur l'île. Y figure nommément un projet d'éradication des espèces mammaliennes allochtones (Tye *et al.*, 2004).

L'objet de cet article est d'exposer l'ensemble des informations relatives à la composition de la faune des vertébrés qui se reproduisent actuellement sur la partie terrestre de ce site, qu'ils soient endémiques, autochtones ou allochtones. Il a également pour objet de synthétiser l'ensemble des informations disponibles relatives aux modalités d'introduction de ces espèces allochtones et à l'évolution de leurs populations locales. L'histoire des introductions de vertébrés actuellement disparus est également documentée car les représentants des espèces de ce dernier groupe ont probablement été introduits avec leurs cortèges de parasites, bactéries ou virus. Or, ces derniers taxons, qu'ils soient pathogènes ou non, sont susceptibles de survivre localement à la disparition de leur espèce-hôte initiale en colonisant des espèces autochtones. Disposer de l'information relative aux espèces de vertébrés introduites et disparues permet donc de mieux comprendre leur éventuelle découverte sur l'île. Cette synthèse est une contribution à l'élaboration du plan de gestion évoqué ci-dessus.

LE SITE ET UNE BRÈVE HISTOIRE DE SA FRÉQUENTATION PAR L'HOMME

Située à quelque 500 km du rivage Pacifique de l'Amérique Centrale, l'île Cocos (5° 30' 26''-5° 30' 06'' N ; 87° 05' 46''-87° 05' 47'' O) est un cône volcanique daté de 1,9 à 2,4 millions d'années (Castillo *et al.*, 1988). Elle constitue le seul point émergé actuellement de la cordillère sous-marine de Cocos qui se trouve sur la plaque tectonique de même nom. D'une surface projetée de 24 km², son littoral s'étend sur 23 km et son altitude culmine à 575 m au pic Iglesias. Située sur le parcours de la Zone Intertropicale de Convergence, elle est en outre soumise aux anomalies de température récurrentes des eaux du Pacifique qui se traduisent par des oscillations entre deux états extrêmes, le Niño (anomalie chaude) et la Niña (anomalie froide). L'île reçoit annuellement 5 000 à 7 000 mm de précipitations. La température moyenne annuelle y est de 25,5 °C et décline avec l'altitude selon un gradient thermique de 0,4 °C pour 100 m (Montoya, 2002).

Ses peuplements végétaux et animaux sont caractéristiques d'une île océanique : faible nombre d'espèces, fort taux d'endémisme et peuplements dysharmoniques comparés à ceux du proche continent. L'île est couverte pour l'essentiel par une forêt tropicale pluviale qui se transforme en forêt tropicale nuaieuse en altitude (Bolaños & Watson, 1993).

S'il n'est pas impossible que l'île ait été découverte et fréquentée par des navigateurs précolombiens, aucun vestige archéologique ne témoigne à l'heure actuelle de cette éventualité. En l'état actuel des connaissances, l'île Cocos aurait donc été découverte au XVI^e siècle par le navigateur espagnol Johan Cabeças del Grado entre 1531 et 1542. Aux XVII^e et XVIII^e siècles, elle fut fréquentée par des corsaires et pirates qui y trouvèrent refuge, mais aussi de l'eau douce de qualité en abondance, du bois pour les besoins de la cuisine et la réparation des navires, et des vivres frais. Au nombre de ces pirates et corsaires ont figuré, entre autres, Edward Davis, John Cook, John Eaton, Bennett Graham, Benito Bonito, William Thompson, et leurs chroniqueurs William Dampier (1652-1715) et Lionel Wafer (1660-1705). Leur nom ou celui de leur navire a été consigné par les équipages sur les bombes volcaniques de l'arrière plage des baies de Chatham et Wafer, précieux et original livre d'or. C'est en 1793 que débuta l'ère baleinière avec l'expédition de prospection du bâtiment britannique Rattler. Entre 1798 et 1870, l'île Cocos servit de base arrière aux très nombreuses expéditions de chasse à la baleine qui se déroulèrent alors dans le Pacifique oriental. En 1791, Alejandro Malaspina initia les nombreuses expéditions scientifiques qui touchèrent l'île entre cette date et 1980. Pendant cette période, l'île hébergea une colonie pénitentiaire entre 1879 et 1881, puis une colonie agricole entre 1894 et 1908. Elle fut en

outre le siège de quelque 300 expéditions de chasse au trésor entre le premier quart du XIX^e siècle et 1992. Plus récemment, elle a été la destination de voyages touristiques costaricains (1945-1978), d'expéditions illégales de pêche et, depuis 1980, d'un tourisme international.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

L'île Cocos est mentionnée dans de nombreux textes sous des noms aussi variés que île de Coques (*sic*) ou île des Cocos en français, *isla del Coco* en espagnol, *Coco Island* en anglais, ensemble insulaire qu'il faut se garder de confondre avec les Cocos Keeling situées dans le Pacifique Occidental. Nous avons, dans la mesure du possible, tenté de retrouver les documents dont les auteurs, qu'ils soient scientifiques, journalistes, voyageurs, pirates ou baleiniers, ont été les observateurs des faits rapportés. Cela n'a pas été toujours possible car beaucoup de textes sont de seconde main et ne citent pas leurs sources. C'est donc sur un vaste ensemble documentaire que repose cette synthèse (Montoya, 2004) qui s'est attachée à mettre en cohérence les faits et les dates.

Si nous avons tenté d'approcher l'exhaustivité des témoignages pour les périodes anciennes, cela n'a plus été le cas pour celle qui s'étend de 1978, date de création du Parc National, à nos jours. Devenant nombreux, ils convergent pour affirmer la présence des espèces évoquées.

LES VERTÉBRÉS AUTOCHTONES

ICHTYOFAUNE

Les cours d'eau de l'île hébergent cinq espèces de téléostéens dont trois endémiques (*Gobiesox fulvus* Meek, 1907, *Sicydium cocoensis* (Heller & Snodgrass, 1903) et *Eleotris tubularis* Heller & Snodgrass, 1903) et deux autochtones (*Eleotris picta* Kner & Steindachner, 1863 et *Agonostomus monticola* (Bancroft, 1834)).

HERPÉTOFAUNE

Si la Tortue olivâtre (*Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz, 1829)), la Tortue noire (*Chelonia agassizi* Bocourt, 1868), souvent mise en synonymie avec la Tortue verte (*Chelonia mydas* (Linné, 1758)), et la Tortue imbriquée (*Eretmochelys imbricata* (Linné, 1766)) fréquentent ses eaux, leur reproduction locale n'a jamais été signalée. Seuls deux reptiles terrestres, tous deux endémiques, sont connus de l'île : *Norops townsendi* (Stejneger, 1900) et *Sphaerodactylus pacificus* Stejneger, 1903.

AVIFAUNE

D'après les données disponibles, l'avifaune qui fréquente l'île Cocos et son milieu marin environnant comporte 109 espèces appartenant à 28 familles et 70 genres. Les espèces marines et pélagiques figurant à cet inventaire sont au nombre de 31 (15 genres), les côtières et estuariennes au nombre de 38 (23 genres) et les terrestres au nombre de 40 (30 genres). Quatre-vingt-seize de ces espèces sont représentées par des visiteurs réguliers, occasionnels ou accidentels. Soixante-dix-sept d'entre elles sont des migratrices néarctiques et 4 des migratrices néotropicales (Montoya, 2003b). Cependant, en l'absence de suivis réguliers, le nombre des observations relatives à chaque espèce est souvent réduit et les dates d'observation font défaut.

Douze espèces d'oiseaux autochtones ou endémiques se reproduisent actuellement sur l'île. Parmi ces 12 espèces, trois sont terrestres et endémiques de l'île Cocos (*Coccyzus ferrugineus* Gould, 1843, *Nesotriccus ridgwayi* C.H. Townsend, 1895 et *Pinaroloxias inornata* (Gould, 1843)) et une, *Dendroica petechia* (Linné, 1766), également terrestre, est représentée par une sous-espèce *D. p. aureola* (Gould, 1841) endémique de l'île Cocos et de l'archipel des Galápagos.

Parmi ces quatre endémiques, figure le seul représentant des pinsons de Darwin qui ne soit pas localisé sur l'archipel des Galápagos, *P. inornata*, dont les fondateurs seraient parvenus sur l'île Cocos depuis les Galápagos d'après les analyses d'ADN satellitaire (Petren *et al.*, 1999) et mitochondrial (Sato *et al.*, 1999).

Huit espèces autochtones, toutes marines, se reproduisent également sur l'île : *Sula leucogaster* (Boddaert, 1783), *Sula sula* (Linné, 1766), *Sula dactylatra* Lesson, 1831, *Fregata minor* (J.F. Gmelin, 1789), *Sterna fuscata* Linné, 1766, *Anous minutus* Boie, 1844, *Anous stolidus* (Linné, 1758) et *Gygis alba* (Sparrman, 1786).

Il est vrai que la nidification de *S. dactylatra* sur l'île Cocos n'a été signalée que récemment. Un couple et ses poussins ont été observés pour la première fois en 1993 (Acevedo-Gutierrez, 1994) sur un îlot isolé dépourvu de végétation, exposé à des conditions climatiques extrêmes, ensemble de caractéristiques écologiques signalées favorables à la reproduction de l'espèce (Pitman & Jehl, 1998). Ce seul îlot hébergeait une douzaine de couples en 2003 (Montoya, 2003a). La colonisation récente du site doit être mise en rapport avec le succès de l'espèce sur l'atoll de Clipperton dans la dernière moitié du XX^e siècle. En effet, cet atoll hébergeait une population de 150 *S. dactylatra* en 1958, année où il a été procédé à l'éradication de la population locale de cochons marrons (Sachet, 1962). En 1998, 40 ans après l'éradication, cette population de fous comptait 60 000 individus, devenant alors la plus importante colonie de reproduction de l'espèce à l'échelle mondiale (Pitman & Jehl, 1998). Ce fort accroissement démographique

local est observé de façon plus globale à l'échelle du Pacifique tropical oriental. Il expliquerait l'installation récente de l'espèce sur l'îlot sud-est de l'île Cocos.

FAUNE MAMMALIENNE

Contrairement aux Galápagos qui hébergent cinq espèces endémiques de rongeurs sigmodontinés (Wilson & Reeder, 1993), quatre du genre *Nesoryzomys* (Smit, 1970) et une du genre *Oryzomys*, l'île Cocos est actuellement dépourvue d'espèces mammaliennes endémiques ou autochtones, Chiroptères compris. Les quelques témoignages anciens évoquant l'éventuelle présence de mammifères autochtones n'ont pas reçu de confirmation et aucun dépôt paléontologique ou archéologique susceptible de livrer les restes d'espèces actuellement disparues n'a été découvert à ce jour. Si plusieurs espèces de fissipèdes, mammifères se reproduisant à terre, sont présentes dans des régions plus septentrionales ou, à l'inverse, plus méridionales, aux Galápagos, aucune n'a été mentionnée à ce jour dans les eaux de l'île.

LES VERTÉBRÉS ALLOCHTONES ACTUELLEMENT PRÉSENTS

Aucune espèce allochtone n'est venue enrichir l'ichtyofaune dulçaquicole et, de façon plus surprenante, l'herpétofaune de l'île qui ne semble pas héberger de geckos introduits.

AVIFAUNE

En 1965, six espèces (trois couples de chaque) appartenant toutes à l'avifaune de la partie continentale du Costa Rica ont été introduites sur le rivage de la baie Wafer à l'initiative de l'Institut du Tourisme du Costa Rica dans le but d'enrichir l'avifaune de l'île (Salguero, 1965). Parmi ces six espèces, une seule, *Icterus pectoralis* (Wagler, 1829), a survécu à ce jour, représentée par seulement quelques couples (Stiles & Skutch, 1989 ; Montoya, 1990 ; Mora & Barrantes, 1995 ; Montoya, 2003a).

FAUNE MAMMALIENNE

Le tableau I synthétise l'ensemble des informations relatives à l'introduction et à l'observation des espèces allochtones de mammifères toujours présentes sur l'île en 2004. Dans ce tableau, les espèces sont classées de gauche à droite en fonction de l'ancienneté de leur première mention.

La plus ancienne citation relative à la présence de rongeurs sur l'île Cocos est due à Fernández de Oviedo (1944-1945) qui écrivit son *Historia General y Natural de Indias* entre 1514 et 1556. Il précise à l'occasion de la description de l'île Cocos : « ...Hay muchas aves assi marinas como de tierra ; son como çorçales é consienten se tomar, hay muchos ratones tan grandes como coris, é son blancos ; muchos é muy buenos cangrejos... » (1945, 12 : 104-105), l'espèce *coris* à laquelle il fait référence étant le Cochon d'Inde, *Cavia porcellus* (Linné, 1758). Il faut attendre 1685 pour voir de nouveau mentionnée la présence de rongeurs par L. Wafer, chirurgien du pirate E. Davis, qui précise lui aussi la couleur de leurs robes « ...brunes bigarrées de blanc ou de roux... » (Vergnes, 1978). Plus d'un siècle plus tard, en 1795, George Vancouver observe sur l'une des deux plages de l'île « des rats blancs et noirs » (Lièvre, 1893) dont le nombre est tellement élevé qu'en 1793 le Capitaine James Colnett débarqua sur l'île des chats pour tenter d'en venir à bout (Vergnes, 1978). À quelle(s) espèce(s) se réfèrent ces premières descriptions ? Que penser des diverses robes mentionnées, sachant que le Comte de Gueydon (1948), en 1846, et Lièvre (1893), en 1889, spécifient qu'ils n'ont pas observé la robe blanche et noire décrite par G. Vancouver ?

Trois possibilités se présentent. Soit les rongeurs évoqués par Fernández de Oviedo et observés par L. Wafer et G. Vancouver relèvent d'une ou de plusieurs espèces autochtones ou endémiques qui ont disparu depuis, soit il s'agit du Cochon d'Inde, soit il s'agit du Rat noir, seule espèce de Muridé allochtone de cette taille potentiellement présente dans cette partie du monde à l'époque. La première hypothèse ne peut être écartée *a priori*, mais ne pourra être validée qu'à la lumière de découverte de restes osseux sub-fossiles. Les informations disponibles permettent-elles d'écarter la seconde hypothèse ? Dans une Histoire Maritime du Pérou, Buse (1975) fait état, à l'époque préhispanique, d'un important commerce entre le Pérou, l'Équateur, l'Amérique Centrale et le Mexique. Les navigateurs de l'époque transportaient fréquemment des cochons d'Inde dont la robe, très variable, comporte du blanc, du noir et du roux. L'archéologie fait remonter la domestication de cette espèce andine au 5^e millénaire avant J.-C. et son emploi régulier au IX^e siècle et II^e siècle avant J.-C. pour les régions montagneuses et côtières du Pérou et au IV^e siècle avant J.-C. en Équateur (Forstadt, 2000). Des restes sub-fossiles de l'espèce ont été exhumés de sites Taïnos des îles des Antilles à Curaçao (Van Buurt, 2000) et dans les îles Vierges (Wild, 1999, 2003). Il n'est donc pas exclu que l'île Cocos ait été fréquentée par l'Homme à la période préhispanique et que les navigateurs de l'époque y aient introduit le Cochon d'Inde, disparu depuis. De nouveau, cette hypothèse ne pourra être validée qu'à la lumière de découverte de restes osseux sub-fossiles. La taille des rongeurs évoquée par Fernández de Oviedo est compatible avec celle du Rat noir. Quant aux robes, blanche (ou crème ?) et brune ou rousse, elles ont été observées au sein des populations de *R. rattus* des îlets de Sainte Anne en Martinique à l'occasion d'une opération d'éradication (Pascal *et al.*, 2004a). Reste à déterminer si les dates d'apparition du Rat noir sur les côtes pacifiques de l'Amérique Centrale ou de l'Amérique du Sud sont compatibles avec l'observation de l'espèce sur l'île à une date antérieure à 1556. L'Inca Garcilaso de la Vega (1539-1616) dans ses *Comentarios Reales de los Incas* publiés en 1609 et 1617, dédie un chapitre au Rat noir (livre IX, chapitre XXII. *De las ratas y la multitud de ellas*). Il fait allusion à sa prolifération à Panama en 1560, aux importants dégâts qu'il a occasionnés à l'agriculture de la côte péruvienne

TABEAU 1

Synthèse des observations historiques de mammifères allochtones sur l'île Cocos

Date	<i>R. rattus</i>			<i>S. scrofa</i>			<i>C. aegagrus</i>			<i>F. silvestris</i>			<i>R. norvegicus</i>			<i>O. virginianus</i>		
	Int.	P/A	Réf.	Int.	P/A	Réf.	Int.	P/A	Réf.	Int.	P/A	Réf.	Int.	P/A	Réf.	Int.	P/A	Réf.
> 1556		?	1															
1685		+	2															
1793				*														
1795		+	3			3	*		3	*		2						
1834					+	3												
1795					+	3												
1834					+	15												
1835					+	16												
1835					+	16												
1836					+	17			7, 15, 17									
1846		-	30		+	30			-									
1879					+	18					+	18, 27						
1889		+	3		+	3			-		?	3						
1895					+	19												
1898		+	4, 5		+	4, 5			-		+	4, 5		+	4			
1899														+	6			
1905					+	20												
1925		+(?)	7, 8		+	7, 8			+		+	7		+(?)	7, 8			
1931							*				+	2, 21	*					
1934					+	21											+	21
1935																*	2	
1936		+(?)	29		+	29											+	29
1940					+	22												
1953					+	23											+	23
1954		-	9, 10		+	9, 10			+		+	9, 10		-	9, 10		+	9, 10
1960		-	11		+	11, 24, 34			+		+	11, 24, 34			11		+	11, 24
1963					+	28												
1964		+(?)	12		+	12			+					+(?)	12		+	12
1965					+	35												
1975		+	13		+	13					+	13					+	13
1977					+	36												
1986		+	31		+	31			+		+	31		+	31		+	31
1990		+	32		+	32			+		+	32		+	32		+	32
1995		+	33		+	33			+		+	33		+	33		+	33
2002		+	14		+	25								+	14			

à plusieurs reprises avant 1572 et à la rapide dispersion de l'espèce sur les îles et la côte Pacifique de l'Amérique suite au développement du trafic maritime engendré par la conquête. La probabilité que les observations se rapportent à cette espèce augmente avec le temps. C'est ainsi que celles de L. Wafer, en 1685, sont contemporaines de la date d'introduction du Rat noir aux îles Galápagos, en 1684 (Patton *et al.*, 1975 ; Patton, 1984). Cet archipel fut découvert en 1535 par Tomas de Berlanga, soit donc à la même époque que l'île Cocos, et a fait l'objet d'une fréquentation comparable. Le caractère pullulant de la population de rongeurs observé par G. Vancouver et J. Colnett en 1795 et 1793 incite à penser qu'il s'agit bien du Rat noir. Cependant, c'est à Alfaro (1899) que l'on doit la preuve incontestable de la présence de l'espèce sur l'île quand il identifie au sein de la collection de rongeurs qu'il a réalisée en 1894 sur le site de la colonie agricole de la baie Wafer deux espèces, *Mus alexandrinus* (*sic*) (= *R. rattus*) et *Mus decumanus* (= *R. norvegicus* (Berkenhout, 1769)). Cette même année, Pittier rapporte « ...las ratas se han propagado en la isla al extremo de imposibilitar la mayor parte de los cultivos... ».

En conclusion : il n'est pas exclu qu'à l'arrivée des européens, l'île Cocos ait hébergé une ou des espèces de rongeurs autochtones et, si c'est bien le cas, très probablement endémiques, voire une espèce introduite par les amérindiens. Si c'est le cas, cette ou ces espèces ont disparu entre 1556 et 1793 et, selon toute vraisemblance, leur disparition doit être attribuée à l'introduction du Rat noir, qui aurait été très abondant à cette dernière date. Si ce n'est pas le cas, le Rat noir était présent sur l'île dès 1556 et le Rat surmulot avant 1894. Les deux espèces sont signalées régulièrement par la suite (Tableau I).

D'après Lièvre (1893), c'est J. Colnett, capitaine du baleinier anglais Rattler en mission de reconnaissance, qui, en 1793, pour assurer l'avitaillement en viande fraîche de futures expéditions, introduisit le Porc (*Sus scrofa* Linné, 1758) et la Chèvre (*Capra aegagrus* Erxleben, 1777) sur l'île : « We were much wearied, during the four days, we passed off this island, and prepared to quit it. We therefore took on board, two thousand cocoa-nuts and, in return, left on shore, in the North Bay (Chatham), a boar and sow, with a male and female goat » (in : Beebe & Rose, 1926). Si le succès de l'introduction du porc ne se dément pas au fil des témoignages portant sur plus de deux siècles, l'histoire de la population marronne de chèvres apparaît plus chaotique (Tableau I). Il faut attendre 1836 pour que soit mentionnée sa présence sur l'île par Edward Belcher, commandant de la marine de guerre britannique (Figueroa y Oreamuno, 1873-1883 ; Jinesta, 1939), puis 1847 pour que John Coulter (1847), médecin de baleinier, confirme l'observation. Mais Lièvre en 1889, puis Alfaro et Pittier en 1898 signalent que les chèvres ont disparu de l'île. Ces derniers voyageurs n'en ont cependant parcouru qu'une faible partie à une époque où la colonie agricole était en pleine activité et devait exercer une forte pression sur les populations d'ongulés dont les éventuels survivants auraient pu se réfugier dans des zones peu accessibles. La documentation mentionne enfin une seconde introduction de l'espèce en 1931 (Hancock & Weston, 1960).

Il n'est pas exclu que le Chat domestique, *Felis silvestris* Schreber, 1775, ait été introduit à plusieurs reprises, délibérément ou non, par les pirates et baleiniers qui fréquentèrent l'île du XVII^e au XIX^e siècle et embarquaient des chats pour tenter de limiter les abondantes populations murines du bord. Cependant, le document mentionnant la plus ancienne introduction de chats sur l'île est dû à Vergnes (1978) qui rapporte que J. Colnett y déposa des chats en 1793. Par la suite, Goeris signale la présence de l'espèce en 1879, « No existen otros animales que cerdos y gatos, y mucha abundancia de aves marinas... », Pittier (1899) précise en 1898 « ...se ignora su fecha de introducción del gato que se encuentra en tres variedades de color : ceniciento, negro y atrigrado. Vive en las selvas y no es muy común. Descubierto trepa con ligereza a los árboles. Su alimento favorito parece consistir de lagartijas (geckos) y pájaros » et Beebe & Rose (1926) rapportent qu'en 1925 « ..twice we saw domestic cats, quite as wild as leopards, tearing at decayed fish, snaring at us and dashing away at our approach ». L'espèce, quoique discrète, a cependant été signalée au XX^e siècle à diverses reprises (Tableau I).

Le Cerf de Virginie, *Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780), a pu être introduit sur l'île avant 1934 si l'on en croit Hancock & Weston (1960) qui rapportent que les membres de la première expédition de chasse au trésor de la Treasure Recovery Limited comptèrent des cerfs à leur tableau de chasse cette année là. Cependant, la première introduction documentée de ce cerf est due au Président de la République du Costa Rica qui fit déposer sur l'île en 1935 un mâle et deux femelles afin d'y développer une activité cynégétique. Lamb (1938), à l'occasion d'un séjour de quelques mois sur l'île en 1936, signale que la population de l'époque comptait six adultes et deux jeunes. Depuis, l'espèce y est régulièrement signalée (Tableau I).

TABLEAU I (légende suite)

Int. : Introduction, (*) ; P/A : mention de la présence (+) ou de l'absence (–) de l'espèce ; +(?): le texte ou le contexte ne permet pas de savoir s'il s'agit de *Rattus rattus* ou *R. norvegicus*.

Références. 1 : Fernandez de Oviedo, 1945 ; 2 : Vergnes, 1978 ; 3 : Lièvre, 1893 ; 4 : Alfaro, 1899 ; 5 : Pittier, 1899 ; 6 : Snodgrass & Heler, 1902 ; 7 : Beebe & Rose, 1926 ; 8 : Rose, 1926 ; 9 : Madrigal, 1954 ; 10 : Madrigal, 1956 ; 11 : Castro, com. pers. ; 12 : Rojas, 1964 ; 13 : Güenchor, 1975 ; 14 : Gómez, mémoire non publié ; 15 : Figueroa y Oreamuno, 1873-1883 ; 16 : Davis, 1874 ; 17 : Coulter, 1847 ; 18 : Goeris, 1879 ; 19 : Passamore, 1895 ; 20 : Slevin, 1931 ; 21 : Hancock & Weston, 1960 ; 22 : Solis, 1940 ; 23 : Eibl-Eibesfeldt, 1986 ; 24 : Fau, 1960 ; 25 : Sierra, 2001a,b ; 26 : Halstead & Schall, 1956 ; 27 : Jinesta, 1939 ; 28 : Penelas, 1963 ; 29 : Lamb 1938 ; 30 : Gueydon, 1946 ; 31 : Cortés, 1986 ; 32 : Montoya, 1990 ; 33 : Mora & Barrantes, 1995 ; 34 : Modestel, 1960 ; 35 : Salguero, 1965 ; 36 : Gómez, 1977.

LES VERTÉBRÉS INTRODUIITS PUIS DISPARUS

AVIFAUNE

En 1894, Auguste Gissler introduisit sur l'île, en provenance de Panama, les formes domestiques du Coq Bankiva, *Gallus gallus* (Linné, 1758), du Canard colvert, *Anas platyrhynchos* Linné, 1758, et du Dindon, *Meleagris gallopavo* Linné, 1758 (Hancock & Weston, 1960), la première espèce étant toujours sur l'île en 1905 d'après Slevin (1931). Elle fut de nouveau introduite en 1931 avec des Canards colverts (Hancock & Weston, 1960 ; Vergnes, 1978), puis en 1958 (Fau, 1960), et fut observée en 1959 (Huertas, 1959), en 1960 (Monestel, 1960) et en 1963 (Penelas, 1963). En 1960 et 1964 respectivement, cinq pintades, *Numida meleagris* (Linné, 1758) furent libérées dans la baie Wafer (Monestel, 1960 ; Fau, 1960), et quatre femelles et trois mâles dans la baie Chatham (Rojas, 1964).

À l'issue d'un inventaire conduit en 1978, Sherry *et al.* (1983) concluaient que trois des six espèces introduites en 1965 par l'Institut du Tourisme du Costa Rica, *Turdus grayi* Bonaparte, 1838, *Thraupis episcopus* (Linné, 1766) et *Zonotrichia capensis* (Statius Muller, 1776), avaient disparu. *Icterus mesomelas* (Wagler, 1829) et *Ramphocelus passerinii* Bonaparte, 1831 n'auraient été représentés à l'époque que par un seul mâle chacun ; depuis cette date la présence de ces deux espèces n'a plus été signalée.

FAUNE MAMMALIENNE

Par le passé, le Chien (*Canis lupus* Linné, 1758) a probablement été débarqué ou introduit sur l'île à plusieurs occasions. Cependant, la preuve de sa présence n'est documentée que pour les périodes 1879-1881 et 1894-1900 qui correspondent à l'installation de la garnison militaire et de la structure pénitentiaire, puis de la colonie agricole d'A. Gissler (Alfaro, 1899). Il a probablement été débarqué à plusieurs reprises pendant la période 1950-1970 à l'occasion des opérations de pêche et de chasse organisées traditionnellement pour la semaine sainte (Fau, 1960 ; Huertas, 1959 ; Madrigal, 1954, 1956 ; Modestel, 1960 ; Penelas, 1963 ; Salguero, 1965, 1975 ; Thomas, 1960). Plus récemment, il a été utilisé en 1998 et 2000 lors d'opérations de gestion destinées à limiter la population de porcs marrons de l'île (Sierra, 2000). Par ailleurs, A. Gissler maintint sur l'île entre 1894 et 1904, des chevaux, *Equus ferus* Boddaert, 1785, et quelques bovins, *Bos primigenius* Bojanus, 1827, pour les besoins de son exploitation agricole (Hancock & Weston, 1960) et le Lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* (Linné, 1758), fut introduit à des « fins expérimentales » en 1931 (Hancock & Weston, 1960), puis en 1964 (un couple ; Rojas, 1964).

Outre ces espèces domestiquées, une espèce d'Agouti, *Agouti paca* (Linné, 1766) aurait été introduite avant 1937 (Jinesta, 1939) sur l'île. Un couple d'Agoutis a été déposé sur l'île en 1954 (Madrigal, 1954, 1956), puis en 1964 (Rojas, 1964) et un spécimen de l'espèce aurait été observé sur l'île en octobre 2000 (Victor Acuña, com. pers.), puis en juin 2002 (Carlos Rojas, com. pers.) et enfin en octobre 2002 (José Rojas Sancho, com. pers.). Si le caractère cryptique et le comportement nocturne de l'espèce dans l'environnement forestier de l'île ne permettent pas de conclure à la réalité de sa présence actuelle sur la base de ces observations ponctuelles, son éventualité ne doit pas cependant pas être exclue. Un mâle et deux femelles d'une espèce de Singe atèle *Ateles geoffroyi* Kuhl, 1820 provenant du parc zoologique de San José (Costa Rica) ont été introduits en 1954 à l'initiative du professeur T. Dranga (Madrigal, 1954, 1956). L'espèce n'a jamais été signalée depuis.

DISCUSSION, CONCLUSION

Dans l'état actuel des connaissances, la faune de vertébrés qui se reproduit actuellement sur l'île Cocos comprend 26 espèces dont 19 autochtones et 7 introduites (Tableau II). Le peuplement autochtone, dysharmonique en raison de l'absence totale de Mammifères, intègre 8 espèces endémiques, soit 42 % du peuplement autochtone. Ces deux caractéristiques, disharmonie et fort taux d'endémisme, sont caractéristiques des peuplements insulaires océaniques (Chapuis *et al.*, 1995). Il n'est cependant pas exclu que d'éventuelles découvertes archéologiques de restes osseux de Mammifères autochtones ou endémiques mettent en défaut le caractère dysharmonique de ce peuplement.

Les allochtones, six espèces de mammifères et un oiseau, constituent 26 % de cette faune et ce pourcentage pourrait s'élever à 30 % si la persistance de l'Agouti était confirmée. Ce pourcentage, plus élevé que celui établi pour un domaine continental comme celui de la France (15 %, Pascal *et al.*, 2003), est cependant à comparer avec ceux connus d'autres îles océaniques peuplées et sièges d'un important trafic commercial. À titre d'exemple, au cours des cinq derniers siècles, le peuplement mammalien terrestre (hors chiroptères et espèces domestiques marronnes) des Antilles françaises a vu le remplacement total de ses espèces autochtones, des rongeurs sigmodontinés, par 8 espèces allochtones (Lorvelec & Pascal, 2001 ; Pascal *et al.* 2004b).

TABLEAU II

Inventaire du nombre d'espèces de vertébrés autochtones, endémiques et introduites avec ou sans succès sur l'île Cocos (Costa Rica — Année 2004)

	Autochtones		Total	Allochtones		Total
	non-endémiques	endémiques		présentes	disparues	
Ichtyofaune	2	3	5	0	0	0
Herpétofaune	0	2	2	0	0	0
Avifaune	9	3	12	1	9	10
Mammifères	0	0	0	6	5	11
Total	11	8	19	7	14	21

Parmi les 21 espèces de vertébrés introduits, seules 7, soit 33 %, sont toujours présentes sur l'île. Ce pourcentage pourrait s'élever à 32 % s'il était avéré que le Cochon d'Inde a effectivement été introduit puis a disparu. Ces valeurs sont nettement supérieures à celle de 10 % fixée par la règle empirique énoncée par Williamson (1996). Ce résultat conduit à s'interroger sur la validité de cette règle dans le cas des vertébrés et des îles océaniques de superficie modeste. Il est vrai cependant que deux des espèces allochtones actuellement présentes sur l'île ne sont représentées que par de faibles effectifs (*I. pectoralis* et *C. aegagrus*) ce qui hypothèque leur survie sur le long terme. Sous l'hypothèse de leur disparition prochaine, le taux de survie des espèces introduites représente cependant plus du double (24 %) de la valeur proposée par Williamson.

Parmi les 21 espèces introduites seules les deux espèces de *Rattus* ne l'ont pas été délibérément, soit 10 % du total.

En dépit de son isolement géographique, de son éloignement des grandes voies de navigation, de l'absence d'établissement humain pérenne et d'installation portuaire, l'île Cocos a vu son peuplement de Vertébrés terrestres fortement modifié par l'action de l'Homme au cours des cinq derniers siècles et ceci de façon essentiellement délibérée et par la voie d'introductions. Si la présente histoire critique de ces introductions comporte encore bien des zones d'ombre, certaines d'entre elles pourraient être éclairées par les résultats de travaux de génétique des populations qui devraient être entrepris dans le cadre du projet d'éradication de l'ensemble des populations de mammifères de l'île. Par ailleurs, divers travaux, portant notamment sur la nature et l'importance des interactions entre les espèces mammaliennes allochtones et divers taxons autochtones (plantes, invertébrés et vertébrés), devraient être entrepris afin de fonder la stratégie d'éradication qui sera appliquée.

REMERCIEMENTS

Al personal del Area de Conservación Isla del Coco (ACMIC), que permitieron y facilitaron las diversas misiones de los autores a la Isla del Coco. À Olivier Lorvelec qui a accepté de relire les versions successives de ce texte et a grandement contribué à l'améliorer. Les missions au Costa Rica de l'un d'entre nous (Michel Pascal) ont été financées par le Fonds Français pour l'Environnement Mondial et par l'Ambassade de France au Costa Rica.

RÉFÉRENCES

- ABDELKRIM, J., PASCAL, M., CALMET, C. & SAMADI, S. (sous presse). — The importance of assessing population genetics structure prior to eradication of invasive species : Examples from insular *Rattus norvegicus* populations.
- ACEVEDO-GUTIERREZ, A. (1994). — First records and nesting of three bird species at Isla del Coco. *Revista de Biología Tropical*, 42 : 762.
- ALFARO, A. (1899). — Informe sobre expedición a la Isla del Coco (Fauna). San José. *Memoria de la Secretaría de Fomento*, 1898/99 : 159-197.

- ALONSO, A., DALLMEIER, F., GRANEK, E. & RAVEN, P. (2001). — *Biodiversity : Connecting with the Tapestry of Life*. Smithsonian Institution. Monitoring and Assessment of Biodiversity, Washington D.C.
- ATKINSON, I.A.E. (1985). — The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effect on oceanic island avifaunas. Pp. 35-81 in : P.J. Moors (ed.), *Conservation of Island Birds*. ICPB Technical Publications, Vol. 3.
- BEEBE, W. & ROSE, R. (1926). — Cocos. The isle of pirates. Pp.220-249 in : W. Beebe (ed.), *The Arcturus Adventure. An account of the New York Zoological Society's First Oceanographic Expedition*. Putnam's Sons, New York.
- BOLAÑOS, R. & WATSON, V. (1993). — *Mapa ecológico de Costa Rica, según el sistema de clasificación de zonas de vida del mundo de L.R. Holdridge*. 1 : 200 000. San José, Centro Científico Tropical (CCT), Instituto Costarricense de Electricidad (ICE), Instituto Geográfico Nacional (IGN).
- BUSE, H. (1975). — Epoca pre-histórica. *Historia marítima del Perú*. Tome 2, Vol. 2. Comisión para escribir la Historia Marítima del Perú, Lima.
- CALMET, C., PASCAL, M., & SAMADI, S. (2001). — Is it worth eradicating the invasive pest *Rattus norvegicus* from Molène archipelago ? Genetic structure measures as a decision-making tool. *Biodiversity and Conservation*, 10 : 911-928.
- CASTILLO, P., BATISTA, R., VANCO, D., MALAVASSI, E., BARQUERO, J. & FERNANDEZ, E. (1988). — Anomalous young volcanoes on hot spot traces : I. Geology and petrology of Cocos Island. *Geological Society of America Bulletin*, 100 : 1400-1414.
- CHAPUIS, J.-L., BARNAUD, G., BIRET, F., LÉBOUVIER, M. & PASCAL, M. (1995). — L'éradication des espèces introduites, un préalable à la restauration des milieux insulaires. Cas des îles françaises. *Nature Sciences et Sociétés*, hors série 3 : 51-65.
- CORTES, F. (1980). — *Informe técnico. Parque Nacional Isla del Coco, Marzo 1980*. Servicio de Parques Nacionales, Ministerio de Agricultura y Ganadería, San José.
- CORTES, F. (1986). — *Isla del Coco. Plan de Manejo y Desarrollo*. Servicio de Parques Nacionales, San José.
- COULTER, J. (1847). — *Adventures on the West Coast of South America and the interior of California*. London, Longman, Brown, Green and Longmans (2 vol.). Voir : León, J. 1996. Isla del Coco, relato de una visita hecha en 1836 por el Dr. John Coulter. *Revista del Archivo Nacional*, 60 : 67-79.
- COURCHAMP, F., CHAPUIS, J.-L. & PASCAL, M. (2003). — Mammal invaders on islands : impact, control and control impact. *Biological Reviews*, 78 : 347-383.
- DAVIS, W.D. (1874). — *Nimrod of the sea or the American whaleman*. Harper & Brother Publisher, New York.
- DIAMOND, J. (1989). — Overview of recent extinctions. Pp. 37-41 in : D. Western & M.C. Pearl (eds.). *Conservation for the twenty-first century*. Oxford University Press, Oxford.
- EIBL-EIBESFELDT, I. (1986). — Una excursión a la Isla del Coco. Pp. 174-182 in : I. Eibl-Eibesfeldt (ed.), *Las Islas Galápagos. Un arca de Noé en el Pacífico*. Alianza Editorial, Madrid.
- FAU, F. (1960). — Diario de a bordo. Expedición a la Isla del Coco. *La República*, 15 abril : 10 ; 22 abril : 10 ; 13 mayo : 10 ; 20 mayo : 10, 12 ; 3 junio : 10,18 ; 10 junio : 12 ; 17 junio : 11 ; 24 junio : 11 ; 1 julio : 10 ; 8 julio : 10, 15 ; 29 julio : 10.
- FERNANDEZ DE OVIEDO Y VALDES, G. (1514-1556) — *Historia general y natural de las Indias. Islas y Tierra-Firme del Mar Océano*. Asunción, Paraguay, Editorial Guaranía (1944-1945), 14 tomes.
- FIGUEROA Y OREAMUNO, J.M. (1873-1883). — *Album de Figueroa*. Tome I (Manuscrit). Archives Nationales, San José.
- FFEM (2002). — *Protection de la biodiversité de l'aire de conservation marine de l'île du Coco*. Compte-rendu de la mission de préparation du projet (22 juin-11 juillet 2002). Rapport non publié.
- FORSTADT, M.S. (2000). — History of the Guinea Pig (*Cavia porcellus*) in South America, a summary of the current state of knowledge. <http://cavyhistory.tripod.com/>
- GOERIS DE, (1879). — Informe y mapa del viaje en el Pailebot *Liberia* a mi mando, de Puntarenas a la Isla del Coco y regreso. *La Gaceta*, 436 : 1.
- GOMEZ, L.D. (1977). — La utilidad de la Isla del Coco. *La Nación*, Suplemento Ancora, 1 mayo : 4.
- GÜENCHOR, L.A. (1975). — Los naufragos del Coco. *Excelsior*, 10 noviembre : 1-3 ; 11 noviembre : 5 ; 13 noviembre : 4 ; 14 noviembre : 8 ; 16 noviembre : 2.
- GUEYDON, H.L. Comte de (1948). — Report on Cocos. *Pacific Discovery*, 1 (6) : 8-14. Traduction par Tracy R. Kelley d'une copie du rapport daté du 14 novembre 1846, adressé à M. le Contre-Amiral Hamelin, par Henri Louis Comte de Gueydon, Capitaine de Corvette, Commandant le brick « Le Génie », sur sa relâche à l'île des Cocos en novembre 1846.
- HALSTEAD, B.W. & SCHALL, D.W. (1956). — A report on the poisonous fishes captured during the Wooldrow G. Krieger Expedition to Cocos Island. *Pacific Science*, 10 : 103-109.
- HANCOCK, R. & WESTON, J.A. (1960). — *The lost treasure of Cocos Island*. Thomas Nelson & Sons, New York.
- HUERTAS, V. (1959). — Cuatro días en la Isla del Coco. *La República*, 7 junio : 19 ; 13 junio : 9 ; 17 junio : 4 ; 28 junio : 29 ; 11 julio : 6.
- INCA GARCILASO DE LA VEGA (1609-1616). — *Comentarios reales de los Incas*. Ediciones Centenario (1985), Banco de Crédito del Perú (Biblioteca de Clásicos del Perú), Lima, Perú.
- JINETA, R. (1939). — La isla del Coco. *Elevación*, 1 (5) : 4-31.
- KING, W.B. (1985). — Island birds : will the future repeat the past ? Pp. 3-15 in : P.J. Moors (ed.), *Conservation of island birds*. ICPB Technical Publications, Vol. 3.
- LAMB, D. (1938). — *Enchanted vagabonds*. Harper and Brothers Publishers, New York.
- LEVER, C. (1994). — *Naturalized animals : the ecology of successfully introduced species*. Poyser Natural History, London.
- LIÈVRE, D. (1893). — Une île déserte du Pacifique. L'île de Cocos (Amérique). *Bulletin de la Société de Géographie Commerciale du Havre*, 1893 : 233-258. *Revue de Géographie* (Paris), 32, mai : 349-357, juin : 416-422 ; 33, juillet : 34-41.
- LORVELEC, O. & PASCAL, M. (2001). — *Inventaire et statut des Mammifères des Petites Antilles françaises (hors Chiroptères et Cétacés)*. AEVA, Rapport N° 27, Petit-Bourg, Guadeloupe.

- MADRIGAL, M. (1954). — El tesoro de la isla del Coco es su caza y su pesca. *La Nación*, 27 junio : 28 ; 4 julio : 18 ; 6 julio : 4 ; 11 julio : 35 ; 13 julio : 10.
- MADRIGAL, M. (1956). — La Isla del Coco. El tesoro de la Isla del Coco es su caza y su pesca. *Centroamericana Revista Cultural del Istmo*, 3 : 80-84.
- MONESTEL, Y. (1960). — El paraíso está en el Océano Pacífico. *La Prensa Libre*, 26 abril : 2 ; 27 abril : 2 ; 28 abril : 2 ; 29 abril : 2 ; 30 abril : 2 ; 3 mayo : 2 ; 4 mayo : 2 ; 5 mayo : 2.
- MOORS, P.J. & ATKINSON, I.A.E. (1984). — Predation on seabirds by introduced animals, and factors affecting its severity. Pp. 667-690 in : J.P. Croxall, P.G.H. Evan & R.W. Schreiber (eds.), *Status and conservation of the world's seabirds*. ICPB Technical Publications, Vol. 2.
- MONTOYA, M. (1990). — *Plan de manejo. Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica*. Comisión Técnica de Ambientes Marinos, Ministerio de Recursos Naturales, Energía y Minas, San José.
- MONTOYA, M. (2002). — *Isla del Coco. Una introducción a su historia natural*. Fundación Amigos de la Isla del Coco (FAICO), San José, Costa Rica.
- MONTOYA, M. (2003a). — Sobre la formación de una colonia de *Sula dactylatra* (Pelecaniformes : Sulidae) en la Isla del Coco, Costa Rica. *Zeledonia. Boletín de la Asociación Ornitológica de Costa Rica*, 7 (2) : 24-28.
- MONTOYA, M. (2003b). — Aves de la Isla del Coco. Lista de especies. *Zeledonia. Boletín de la Asociación Ornitológica de Costa Rica*, 7 (2) : 29-37.
- MONTOYA, M. (2004). — *Vertebrados terrestres alóctonos de la Isla del Coco, Costa Rica*. Fundación Amigos de la Isla del Coco (FAICO) et Área de Conservación Marina Isla del Coco (ACMIC), San José (Document de travail).
- MORA, J.M. & BARRANTES, G. (1995). — Fauna. Pp. 61-73 in : PROAMBI-FUNDEVI, *Plan General de Manejo Isla del Coco. Anexo 1. Sondeo Ecológico rápido*. Escuela de Biología, UCR, San José.
- PASCAL, M. & CHAPUIS, J.-L. (2000). — Éradication de mammifères introduits en milieux insulaires : questions préalables et mise en application. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, Suppl. 7 : 85-104.
- PASCAL, M., LORVELEC, O., VIGNE, J.-D., KEITH, P. & CLERGEAU, P. (eds). (2003). — *Évolution Holocène de la faune de Vertébrés de France : invasions et extinctions*. Rapport au Ministère de l'Environnement. INRA-CNRS-MNHN-Ministère de l'Environnement, Paris.
- PASCAL, M., BRITHMER, R., LORVELEC, O. & VÉNUMIÈRE, N. (2004a). — Conséquences sur l'avifaune nicheuse de la réserve naturelle des Îlets de Sainte-Anne (Martinique) de la récente invasion du Rat noir (*Rattus rattus*), établies à l'issue d'une tentative d'éradication. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 59 : 309-318.
- PASCAL, M., BEAUCOURNU, J.-C. & LORVELEC, O. (2004b). — An enigma : the lack of Siphonaptera on wild rats and mice on densely populated tropical islands. *Acta Parasitologica*, 49 : 168-172.
- PASSAMORE, R.M. (1895). — *Informe sobre la Isla del Coco*. Memoria de Guerra 1894-1895, San José.
- PATTON, J.L., YANG, S.Y. & MYERS, P. (1975). — Genetic and morphologic divergence among introduced rat population (*Rattus rattus*) of the Galapagos Archipelago, Ecuador. *Systematic Zoology*, 24 : 296-310.
- PATTON, J.L. (1984). — Genetical processes. Pp. 97-111 in : R.J. Berry (ed.), *Evolution in the Galapagos Islands*. Academic Press, London. Extrait du *Biol. J. Linn. Soc.*, 1984, 21 : 1-270.
- PENELAS, A.G. (1963). — Isla del Coco paraíso de los deportistas. *La Prensa Libre*, 11 junio : 4.
- PETREN, K., GRANT, B.R. & GRANT, P.R. (1999). — A phylogeny of Darwin's finches based on microsatellite DNA length variation. *Proc. R. Soc. Lond.*, B, 266 : 321-329.
- PITMAN, R.L. & JEHL, R. (1998). — Geographic variation and reassessment of species limits in the « Masked Boobies » of the Eastern Pacific Ocean. *Wilson Bull.*, 110 : 155-170.
- PITTIER, H. (1899). — Apuntamientos preliminares sobre la Isla de Cocos, posesión costaricense en el Océano Pacífico. *Memoria de la Secretaría de Fomento, San José*, 1998/1999 : 15-28.
- ROJAS, O.W. (1964). — Informe general de observaciones realizadas en la Isla del Coco. Pp. 21-28 in : *Nuevos apuntes y bibliografía de la Isla del Coco*. Instituto Geográfico Nacional, San José.
- ROSE, R. (1926). — Cocos. A tale of treasure. Pp. 250-281 in : W. Beebe (ed.), *The Arcturus adventure. An account of the New York Zoological Society's. First Oceanographic Expedition*. Putnam's Sons, New York.
- SACHET, M.H. (1962). — Geography and land ecology of Clipperton Island. *Aroll Res. Bull.*, 86 : 1-115.
- SALGUERO, M. (1965). — Isla del Coco, huerto en el océano. *La Nación*, 24 abril : 33-40 ; 1 mayo : 27, 29-30, 35, 37-38.
- SATO, A., O'HUIGIN, C., FIGUEROA, F., GRANT, P.R., GRANT, B.R., TICHY, H. & KLIEN, J. (1999). — Phylogeny of Darwin's finches as revealed by mtDNA sequences. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96 : 5101-5106.
- SHERRY, T.W., STILES, F.G. & WERNER, T.K. (1983). — *New records, the fate of songbirds introduction, and the invasivity of Cocos Island (Costa Rica) by birds*. Manuscrit (copie). Bibliothèque Michel Montoya, San José.
- SIERRA, C. (2000). — *Informe final de todas las cacerías realizadas bajo mi supervisión en la Isla del Coco entre enero 1998 y enero 2000*. Heredia, Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre para Mesoamérica y el Caribe (PRMVS), Universidad Nacional (UNA).
- SIERRA, C. (2001a). — El cerdo cimarrón (*Sus scrofa*) en la Isla del Coco, Costa Rica : Composición de su dieta, estado reproductivo y genética. *Revista de Biología Tropical*, 49 : 1147-1157.
- SIERRA, C. (2001b). — El cerdo cimarrón (*Sus scrofa*) en la Isla del Coco, Costa Rica : Escarbaduras, alteraciones al suelo y erosión. *Revista de Biología Tropical*, 49 : 1159-1170.
- SIMBERLOFF, D. (1990). — Reconstructing the ambiguous : can island ecosystems be restored. Pp. 22-36 in : D.R. Towns, C.H. Daugherty & I.E.A. Atkinson (eds), *Ecological restoration of New Zealand islands*. Conservation Sciences Publication n°2, Wellington.
- SIMBERLOFF, D. (2002). — Today Tiritiri Matangi, tomorrow the World ! Are we aiming too low in invasive control ? Pp. 4-12 in : C.R. Veitch & M.N. Clout (eds.), *Turning the tide : the eradication of invasive species*. IUCN, Cambridge.
- SLEVIN, J.R. (1931). — Log of the schooner Academy on a voyage of scientific research to the Galapagos Islands, 1905—1906. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences*, 17 : 1-162.

- SMIT, F.G.A.M. (1970). — A new species of flea from the Galapagos Islands. *Entomologische Berichten*, Deel, 30 : 244-247.
- SNODGRASS, R.E. & HELLER, E. (1902). — The birds of Clipperton and Cocos Islands. *Proceedings of the Washington Academy of Sciences*, 4 : 501-520.
- SOLIS, R.A. (1940). — Diez y ocho días en la Isla del Coco. *La Prensa Libre*, 3 abril : 3 ; 9 abril : 10 ; 15 abril : 7 ; 20 abril : 11 ; 27 abril : 10 ; 3 mayo : 6 ; 11 mayo : 11.
- STILES, F.G. & SKUTCH, F. (1989). — *A guide to the birds of Costa Rica*. Cornell University Press, Ithaca.
- TYE, A., COOKE, B., MACDONALD, N., PASCAL, M. & SIERRA, C. (2004). — *A strategy for introduced species management on Cocos Island, Costa Rica, including a plan for the eradication of six mammal species*. Report of the mission to Costa Rica and Cocos Island, 8-19 March 2004. IUCN/ISSG, Auckland.
- UNDP/GEF (2003). — *Improved management and conservation practices for the Cocos Island Marine Conservation Area*. COS/03/G35, PIMS 1332.
- VAN BUURT, G. (2000). — *Vijfthonred jaar natuur op Curaçao : Velleder, heden en toekomst*. [http :// www.mina.vomil.an/Pubs/Buurt—500jaarnatuurcuracao.htm](http://www.mina.vomil.an/Pubs/Buurt—500jaarnatuurcuracao.htm)
- VERGNES, R. (1978). — *La dernière île au trésor*. Paris, Éditions Balland.
- VITOUSEK, P.M., LOOP, L.L. & STONE, C.P. (1987). — Introduced species in Hawaii : biological effects and opportunities for ecological research. *TREE*, 2 : 224-227.
- VITOUSEK, P.M., MOONEY, H.A., LUBCHENCO, J. & MELILO, J.M. (1997). — Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277 : 494-499.
- WILD, K.S. (1999). — Important update from Cinnamon Bay. New and exiting discoveries from prehistoric bones and shells of Cinnamon Bay. *Friends of Virgin Island National Park Newsletter*, 5 (6) : 4.
- WILD, K.S. (2003). — *Investigations at Cinnamon Bay St. John, U.S. Virgin Islands and social ideology in the Virgin Island as reflected in precolumbian ceramics*. ([http://www.friendsvinp.org/programs/archeol/ temple_3.03.pdf](http://www.friendsvinp.org/programs/archeol/temple_3.03.pdf)).
- WILLIAMSON, M. (1996). — *Biological invasions*. Chapman & Hall, London, UK.
- WILSON, D.E. & REEDER, D.M. (eds). (1993). — *Mammal species of the world*. Smithsonian Institution Press, Washington & Londres.